Pe APA | **Publicación Electrónica**
ASOCIACIÓN PALEONTOLÓGICA ARGENTINA

www.peapaleontologica.org.ar

Formación Campo Chico, una increíble ventana a la flora y fauna fósil del Devónico (Givetiano–Frasniano) en la Sierra de Perijá, Venezuela

JHONNY EDGAR CASAS[1]
CHRISTOPHER BERRY[2]
JOHN MASON MOODY[3]
GAVIN YOUNG[4]

1. Escuela de Ingeniería de Petróleo, Universidad Central de Venezuela (UCV). Los Chaguaramos, Caracas 1040, Venezuela.
2. Department of Geology, University of Cardiff. CF10 3AT, Reino Unido.
3. Grayson College. 6101 Grayson Dr, Denison, Texas 75020, EE.UU.
4. Department of Applied Mathematics, Australian National University (ANU). Canberra, ACT 0200, Australia.

Recibido: 17 de noviembre 2021 - **Aceptado:** 8 de marzo 2022 - **Publicado:** 23 de marzo 2022

Para citar este artículo: Jhonny Edgar Casas, Christopher Berry, John Mason Moody y Gavin Young (2022). Formación Campo Chico, una increíble ventana a la flora y fauna fósil del Devónico (Givetiano–Frasniano) en la Sierra de Perijá, Venezuela. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 22 (1): 20–35.

Link a este artículo: http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.08.03.2022.401



ISSN 2469-0228

Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
Tel/Fax (54-11) 4326-7563
Web: www.apaleontologica.org.ar











ARTÍCULO Año 2022 - 22(1): 20–35



FORMACIÓN CAMPO CHICO, UNA INCREÍBLE VENTANA A LA FLORA Y FAUNA FÓSIL DEL DEVÓNICO (GIVETIANO–FRASNIANO) EN LA SIERRA DE PERIJÁ, VENEZUELA

JHONNY EDGAR CASAS[1], CHRISTOPHER BERRY[2], JOHN MASON MOODY[3] Y GAVIN YOUNG[4]

[1]Escuela de Ingeniería de Petróleo, Universidad Central de Venezuela (UCV). Los Chaguaramos, Caracas 1040, Venezuela. *jcasas@geologist.com*

[2]Department of Geology, University of Cardiff. CF10 3AT, Reino Unido. *berrycm@cardiff.ac.uk*

[3]Grayson College. 6101 Grayson Dr, Denison, Texas 75020, EE.UU. *themoldbones@earthlink.com*

[4]Department of Applied Mathematics, Australian National University (ANU). Canberra, ACT 0200, Australia. *gavinyoung51@gmail.com*

 **JEC:** https://orcid.org/0000-0001-5007-214X; **CB:** https://orcid.org/0000-0001-9521-5618; **GY:** https://orcid.org/0000-0002-6658-3945

Resumen. En este trabajo presentamos un resumen de la estratigrafía y los restos paleontológicos descubiertos a lo largo de los últimos años en la Formación Campo Chico (Devónico), Sierra de Perijá, Venezuela. La Formación Campo Chico está compuesta por areniscas grises a blancas y conglomerados, intercalados con lutitas y algunos carbones. Los sedimentos de esta formación representan un ciclo continental marginal con influencia marina hacia el tope. El espesor total de la formación está cercano a los 450 m. La Formación Campo Chico fue datada en base a asociaciones de mioesporas como Givetiano medio–Frasniano medio. La fauna fósil constituye la primera evidencia devónica en Venezuela, de los tres grandes grupos de peces (antiárquidos, placodermos y dipnoos), con elementos endémicos de afinidad gondwánica. El conjunto paleofloral, dominado por licofitas, tanto en número de especies como en abundancia, es el más diverso reportado para el Devónico en Gondwana y es muy similar al encontrado en el estado de Nueva York, al este de Norteamérica (Euroamérica). Ubicando la localización geográfica de las ocurrencias florales de la Sierra de Perijá y Nueva York en las últimas reconstrucciones paleocontinentales del Devónico, las dos localidades están ubicadas en un cinturón de temperaturas cálidas entre Gondwana y Euroamérica. Una estrecha barrera marina se postula, separando ambas masas, para el tiempo de sedimentación de la Formación Campo Chico.

Palabras clave. Devónico. Perijá. Formación Campo Chico. Peces fósiles. Plantas fósiles. Paleogeografía. Gondwana.

Abstract. CAMPO CHICO FORMATION, AN AMAZING WINDOW TO THE FLORA AND FAUNA FOSSIL FROM DEVONIAN TIMES (GIVETIAN–FRASNIAN), PERIJÁ RANGE, VENEZUELA. In this study, we present a review of the stratigraphy and paleontological remains discovered during the last years in the Campo Chico Formation (Devonian), Sierra de Perijá, Venezuela. The Campo Chico Formation is composed of grey/white, sandstones and conglomerates, interbedded with mudstones and some thin localized coals. The formation is interpreted as a marginal continental cycle with some marine influence towards the top. The thickness of the Campo Chico Formation is about 450 meters. Campo Chico Formation was dated based upon miospore assemblages as middle Givetian–middle Frasnian. The fossil fauna has provided the first Devonian record for Venezuela, of three major fish groups: antiarch, placoderms, and dipnoans, with endemic elements of Gondwana affinities. The floral fossil, dominated by lycophytes, is the most diverse of mid–late Devonian age from Gondwana, and closely resemble the eastern North America (Euramerica). Plotting the Sierra de Perijá and New York floral occurrences onto the more recent palaeocontinental reconstructions for the Late Devonian, shows that the two localities were located in a warm temperate belt, between Gondwana and Euramerica. A narrow marine barrier separating the two continents is postulated for Campo Chico time.

Key words. Devonian. Perijá. Campo Chico Formation. Fossil fishes. Fossil plants. Paleogeography. Gondwana.

La sierra de Perijá constituye un sistema montañoso que, a lo largo de más de 200 km, divide a la cuenca del Lago de Maracaibo en Venezuela, del Valle César en Colombia. Las crestas de este sistema montañoso, cuyas alturas varían entre 800 y 3.750 m, están constituidas por espesas calizas cretácicas que le imparten una topografía característica a la sierra.

Durante el Paleozoico–Mesozoico, la historia tectónica de la Sierra de Perijá presenta al menos cuatro grandes episodios tectónicos: Silúrico–Devónico Temprano, Devónico Tardío, Pérmico tardío–Triásico y Jurásico–Cretácico Temprano, donde el único evento de metamorfismo regional ocurrió previo a la sedimentación de una sucesión de estratos de edad devónica, conocidos como Grupo Río Cachirí (Kellogg, 1984).

El primer trabajo publicado sobre las formaciones devónicas en la Sierra de Perijá de Venezuela, corresponde a Weisbord (1926), quien hizo una descripción paleontológica de especímenes recolectados en el río Cachirí, asignándolos al Devónico Inferior a Medio. Posteriormente, Liddle *et al.* (1943), publicaron y emplearon por primera vez el nombre de Serie del Río Cachirí para designar al conjunto de afloramientos devónicos de esa localidad, y pocos años después, Sutton (1946), cambió el nombre a Grupo Río Cachirí, denominación que subsiste como oficial, hasta el presente. El Grupo Río Cachirí fue definido según González de Juana *et al.* (1980), como una gruesa sucesión sedimentaria devónica, subdividida en cuatro formaciones que en orden cronológico ascendente fueron denominadas: Los Guineos, Caño Grande, Caño del Oeste y Campo Chico.

Berry y Edwards, entre los años 1994 y 1997, sistemáticamente describieron importantes descubrimientos en cuanto a géneros y especies de plantas fósiles, contenidas en la Formación Campo Chico. Berry *et al.* (1997) y Young *et al.* (2000), discutieron los descubrimientos de plantas y vertebrados devónicos en la Formación Campo Chico y sus posibles implicaciones para el contacto Gondwana-Euroamérica. Posteriormente Young y Moody (2002), publicaron una descripción detallada de los peces fósiles encontrados en dicha formación, y discutieron las consideraciones filogenéticas de dichos fósiles.

Dentro del Grupo Río Cachirí, el estudio detallado de la estratigrafía, sedimentología y paleontología de la Formación Campo Chico (tope del grupo) ha permitido el descubrimiento del conjunto macrofloral fósil más diverso e importante reportado hasta el momento en los continentes que conformaron alguna vez la antigua Gondwana para el Givetiano–Frasniano. De la misma manera, la fauna de peces fósiles descubierta, se caracterizó por ser el primer registro fósil para Venezuela y en ciertos casos para América del Sur, de algunos de los grandes grupos de peces que dominaron el periodo Devónico.

Este trabajo presenta un resumen actualizado de la estratigrafía, edad y conjuntos paleontológicos descubiertos a lo largo de los últimos años en la Formación Campo Chico, los cuales han añadido abundante información y nuevas evidencias en la reconstrucción paleobotánica, paleofaunal y paleogeográfica para el área norte del continente sudamericano durante el Givetiano–Frasniano.

Acrónimos institucionales. NMW, National Museum of Wales, Reino Unido; MBLUZ, Museo de Biología de la Universidad del Zulia, Venezuela.

MARCO GEOLÓGICO

Ubicación del área de estudio

La zona de estudio se encuentra ubicada unos 70 km al oeste de la ciudad de Maracaibo (Fig. 1.1), al noroeste de Venezuela, en el flanco oriental de la Sierra de Perijá. Dicho sistema montanoso, constituye un brazo o rama de la Cordillera Oriental Andina, al norte de Sudamérica, y a lo largo de la cual discurre parte de la frontera entre Colombia y Venezuela.

Las mejores secciones estratigráficas de la Formación Campo Chico afloran principalmente a lo largo de los cortes de carretera que conducen al río Socuy (A), así como en afloramientos localizados dentro del caño Colorado del Sur (B), tributario del caño Colorado (Fig. 1.2).

Estratigrafía Regional

González de Juana *et al.* (1980), describieron al Grupo Río Cachirí, como una gruesa sucesión sedimentaria de aproximadamente 2.500 m de espesor y de edad devónica, subdividida en cuatro formaciones que, en orden ascendente, como ya se mencionó, se denominan: Los Guineos, Caño Grande, Caño del Oeste y Campo Chico. El conjunto, según los mismos autores, suprayace en forma discordante un basamento granítico conocido como Granito de Lajas.

El Grupo Río Cachirí fue considerado por González de Juana *et al.* (1980), como una regresión sucesiva de ambientes que varían en líneas generales de marino a salobre. También interpretaron a la Formación Campo Chico (tope del grupo), como depositada en un ambiente subdeltaico, con invasiones marinas de poca importancia, e indicando que, en base a determinaciones palinológicas, su edad es asignada al Devónico Medio–Tardío. La Formación Campo Chico, se encuentra a su vez, en forma discordante bajo formaciones del Paleozoico Superior (formaciones Caño del Noroeste y Caño Indio).

Dentro del estudio del Grupo Río Cachirí, Benedetto (1980), interpretó a la Formación Campo Chico como una sucesión de estratos devónicos, depositados en un am-

Figura 1. 1, Ubicación regional del área de estudio. **2,** Detalle de la ubicación local de las secciones estudiadas tanto en la carretera que conduce al río Socuy (**A**), como dentro del caño Colorado Sur (**B**).

biente continental, que suprayace a la Formación Caño del Oeste (Givetiano) e infrayace a la Formación Caño Indio (Pennsylvaniano).

Estratigrafía de la Formación Campo Chico

En general, la Formación Campo Chico, está compuesta principalmente de areniscas grises y blancas muy compactas, así como algunas areniscas rojizas muy oxidadas, limolitas grises verdosas, lutitas grises oscuras a verdosas y esporádicos carbones muy delgados y localizados, así como algunas capas de conglomerados de grano fino a medio. Las areniscas muestran en sección fina estar compuestas en gran parte por granos de cuarzo (monocristalino, y más abundante en su forma policristalina), ftanita y fragmentos líticos, cementados por sílice y óxidos de hierro (Casas *et al.*, 1990); con contactos entre granos de tipo recto y suturado, sin porosidad aparente, evidenciando la fuerte compactación sufrida (Fig. 2.1).

Las escasas capas de calizas presentes en la formación, son de escala centimétrica, de color muy oscuro, fácilmente identificables y de gran continuidad lateral, constituidas esencialmente de micrita, con abundantes ostrácodos y gran cantidad de pirita (Fig. 2.2).

Miembro inferior. Los principales afloramientos del miembro inferior de la Formación Campo Chico pueden encontrarse en la carretera (tanto la nueva como la antigua) hacia el río Socuy (Fig. 3), donde muestran hacia la base, paquetes de areniscas grises que meteorizan a rojizo. Estos paquetes se presentan en forma de lentes con contactos erosivos y estructuras de canales, con acreción lateral marcada, donde es posible también reconocer tapones de arcilla que representan el abandono de dichos canales. Hacia el tope, la su-

cesión presenta ciclos de lutitas espesas intercaladas con capas delgadas de areniscas de grano muy fino y gruesas capas de limolitas arcillosas (Casas *et al.*, 1992).

El contacto entre Campo Chico y la infrayacente Formación Caño del Oeste pudo ser definido por los autores del presente trabajo, en la antigua carretera al río Socuy (Fig. 4) y se estableció en la base de la primera capa de arenisca gris de unos dos metros de espesor, seguida de intercalaciones de

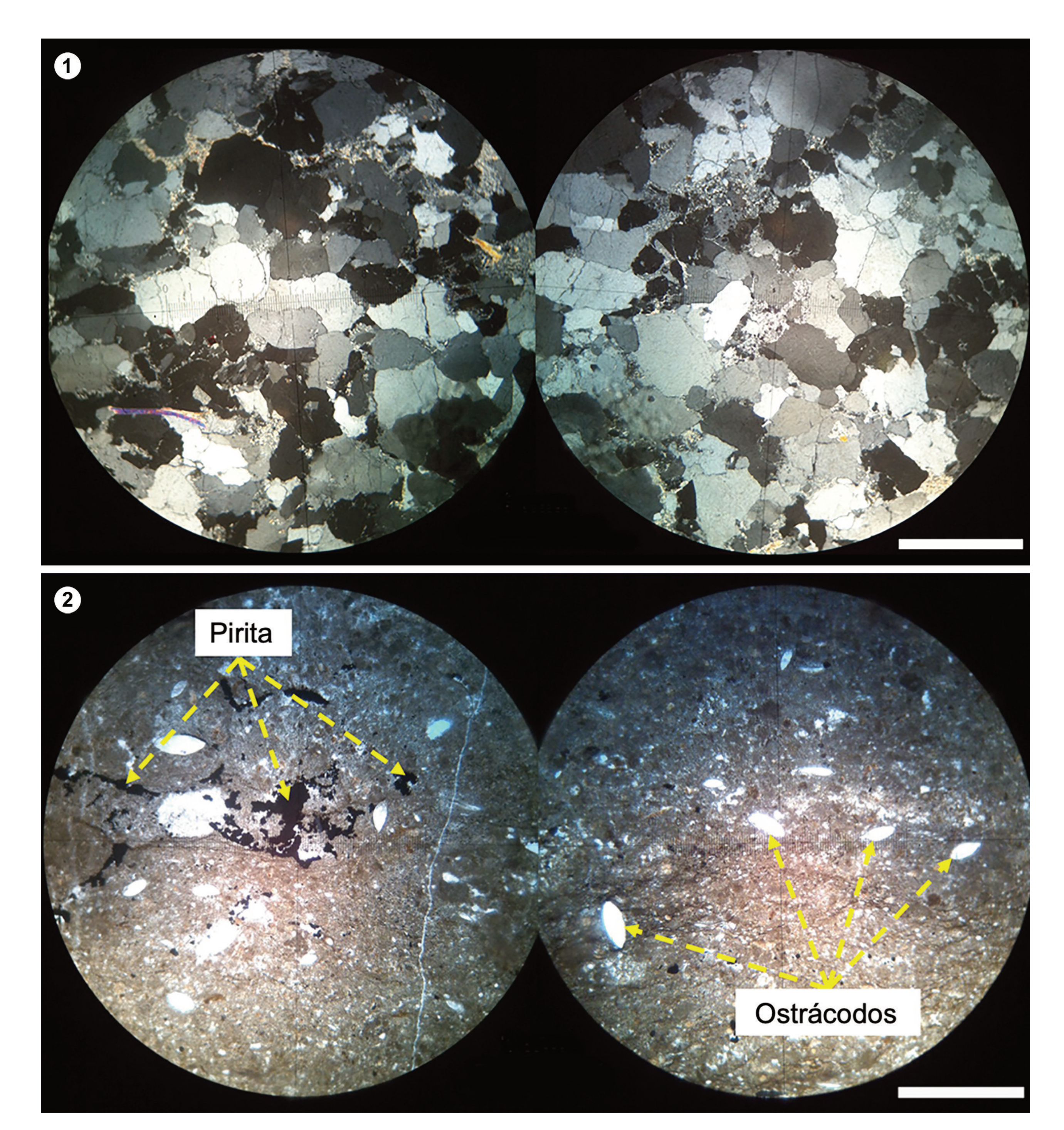


Figura 2. Secciones delgadas de la Formación Campo Chico. **1,** Areniscas de grano medio correspondientes al miembro inferior, mostrando contactos entre granos de tipo rectos y suturados (Nicoles-X). **2,** Calizas micríticas correspondientes al miembro superior, las cuales contienen fósiles de ostrácodos e importantes cantidades de pirita (Nicoles paralelos). Escalas graficas en 1 y 2= 1 mm.



Figura 3. Afloramientos del miembro inferior de la Formación Campo Chico en la carretera al río Socuy. Nótese como referencia de escala a dos personas del lado izquierdo de la fotografía.

lutitas grises con areniscas blancas y grises, ocasionalmente conglomeráticas, lo cual contrasta notablemente con la litología infrayacente constituida por lutitas y limolitas gris/verdoso oscuro, fosilíferas (conteniendo principalmente braquiópodos), asignadas a la Formación Caño del Oeste (Benedetto, 1984; Berry *et al.*, 1997). El rumbo de los estratos, en los afloramientos de la carretera (Fig. 4), varían entre 30° y 70° azimuth, con buzamientos entre 10° y 40° hacia el sur, perturbados por algunas fallas normales de orientación general este-oeste, que muestran desplazamientos de pocos metros.

Dentro del área de estudio, las secciones medidas en la carretera al río Socuy (Fig. 1.2), permitieron reconstruir una columna litológica continua, de más de 200 m de espesor, con numerosos niveles que contienen fragmentos de plantas muy bien conservados, y que corresponden en su mayor parte al miembro inferior de la Formación Campo Chico (Fig. 5).

Miembro superior. Este miembro de la Formación Campo Chico aflora tanto en la sección de caño Colorado del Sur, como en la sección sur de la carretera al río Socuy, antes de llegar a la antigua hacienda El Reposo (Fig. 1.2). Consiste de capas gruesas de lutitas grises, limolitas verdosas piríticas y algunas sucesiones de areniscas de grano fino a medio. Hacia la base de la sucesión abundan las limolitas verdosas, en las cuales fueron encontrados varios niveles fosilíferos (Casas *et al.*, 1990), constituidos por una numerosa acumulación de fragmentos de placas y escamas de peces (Fig. 5).

Inmediatamente sobre el nivel fosilífero anterior, aparecen dos delgadas capas de caliza gris oscura microcristalina, fácilmente identificables macroscópicamente y de gran continuidad lateral, constituidas esencialmente de micrita, con abundantes ostrácodos, pirita (Fig. 2.2) y restos de escamas de peces. Basado en los ostrácodos presentes, Casas *et al.* (1992), interpretaron que dichas calizas corresponden a sucesiones lacustres abiertas. Esta sección fosilífera consti-

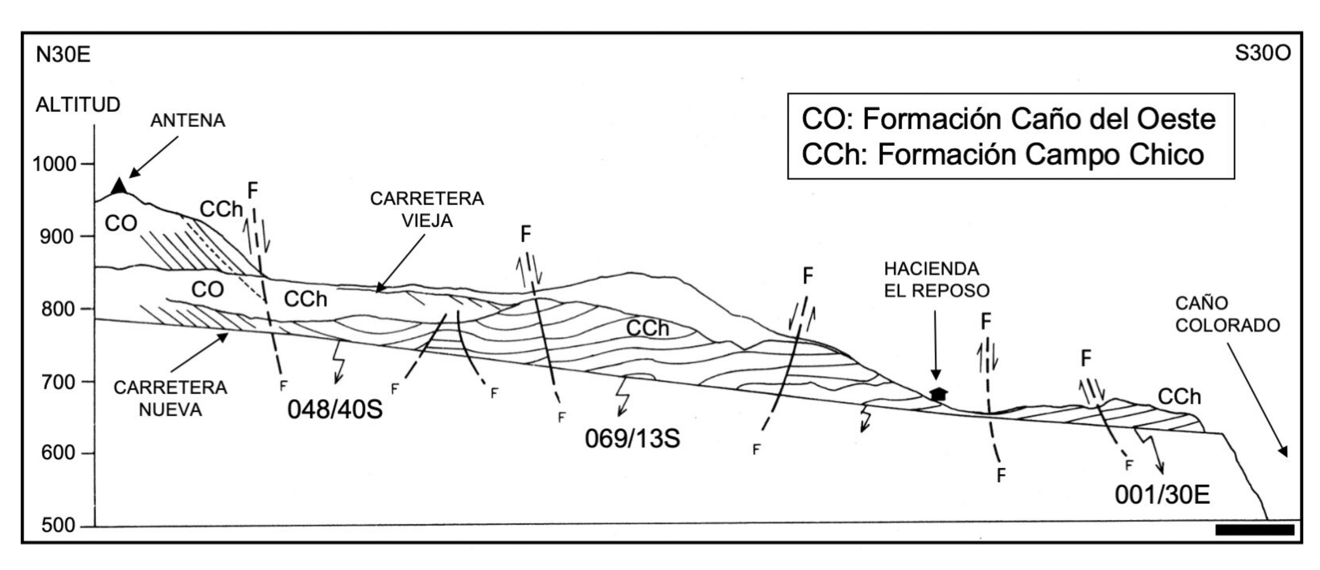


Figura 4. Corte geológico N30E-S30O en el miembro inferior de la Formación Campo Chico. El corte se ubicada sobre la carretera que conduce al río Socuy, dentro del rectángulo A en la Figura 1.2. Modificado de Casas *et al.* (1990). Altitud en metros y escala grafica horizontal= 100 m.

tuye la base de la columna estratigráfica presente en el caño Colorado del Sur (Fig. 5), cuya estructura es la de un gran anticlinal en forma de pliegue inclinado, con un flanco oeste buzando entre 15° y 20°, y un flanco este buzando entre 40 y 85° (Casas *et al.*, 1992). Hacia el tope de la sucesión, se observan fundamentalmente lutitas y limolitas grises verdosas y algunas areniscas de colores grises, de grano fino, normalmente masivas o con tenues laminaciones paralelas y rizaduras.

El contacto con la suprayacente Formación Caño Indio (Pennsylvaniano), no pudo ser observado en afloramiento, pero las evidencias de campo señalan la existencia de una angularidad entre el rumbo de los estratos de ambas formaciones, lo cual pudiera interpretarse como un contacto discordante o un contacto de falla (Casas *et al.*, 1992). En el lado colombiano de la Sierra de Perijá, la formación equivalente a Caño Indio, denominada Arenitas de Manaure (Pennsylvaniano) descansa también discordantemente sobre la Formación La Floresta, el equivalente aproximado al Grupo Río Cachirí, en el lado venezolano (Pastor-Chacón *et al.*, 2013).

En la sección del miembro superior, presente en la carretera al río Socuy puede observarse una capa de arenisca completamente bioturbada por *Skolithos*. Esta capa fue utilizada como marcador para correlacionar con la sección presente en el caño Colorado Sur, ya que adicionalmente, unos metros por arriba de este nivel de *Skolithos*, es posible encontrar un horizonte con restos de plantas muy característicos, que permitió correlacionar ambos afloramientos.

La Formación Campo Chico en su conjunto, pero sobre todo en el miembro inferior, contiene una amplia variedad de plantas fósiles con diferentes grados de preservación donde se mencionan la presencia de numerosos géneros y especies, siendo este el más diverso conjunto de plantas del Devónico de Gondwana reportado hasta la fecha (Berry, 1993; Berry *et al.*, 1997; Berry y Gensel, 2019).

El espesor total de la Formación Campo Chico no fue posible determinarlo con precisión, debido a la presencia de fallas importantes en el miembro superior. Sin embargo, las secciones medidas entre caño Colorado Sur y la carretera al río Socuy, permitieron inferir un espesor que alcanza los 450 m.

Ambiente de sedimentación. La sucesión sedimentaria de la Formación Campo Chico fue interpretada por Casas *et al.* (1990, 1992) y Berry *et al.* (1997), fundamentalmente como un gran ciclo fluvio/deltaico, compuesto por sucesiones de canales fluviales, distributarios, diques, abanicos de rotura, depósitos lacustres, pantanos, y ocasionales lagunas costeras con clara influencia marina. Esto está soportado por las estructuras sedimentarias, las asociaciones de facies y los ciclos de apilamiento vertical descritos por Casas *et al.* (1990, 1992), Berry (1993) y Berry *et al.* (1997), así como

Figura 5. Columnas estratigráficas de la Formación Campo Chico. Miembro inferior (izquierda) a lo largo de la carretera al río Socuy. Parte del miembro superior (derecha) a lo largo del caño Colorado Sur. Modificado a partir de Casas *et al.* (1990, 1992) y Berry *et al.* (1997). **Form,** Formación; **Cong.,** Conglomerado. Escala vertical en metros.

por la presencia de numerosos horizontes con restos de plantas terrestres (principalmente en las capas de grano muy fino del miembro inferior), que incluyen delicadas microestructuras, cuya preservación indica el escaso transporte sufrido (Casas *et al.*, 1990; Berry *et al.*, 1997).

La fauna de peces, hallada en diversos niveles de la formación, también apoya el carácter predominante de aguas dulces en el ambiente sedimentario. En las capas ricas en restos de peces, ubicadas en ambos miembros, se encuentran huesos rotos, aleatoriamente orientados, indicando un cierto nivel de energía, sin embargo, los estratos donde los restos más comunes pertenecen al género *Bothriolepis* Eichwald, 1840, ubicados en las capas del miembro superior, se presentan más articulados, sugiriendo un rápido enterramiento y condiciones de baja energía (Young y Moody, 2002).

Existen evidencias de pequeños y cortos pulsos salobres y marinos dentro de la sucesión estratigráfica (Casas *et al.*, 1990; Berry *et al.*, 1997), donde se menciona la identificación de algunos fragmentos de crinoides articulados, en un nivel 50 m por encima de la base de la sección, así como ejemplares del braquiópodo *Lingula* sp.

En el miembro inferior de la Formación Campo Chico, sobre los niveles interpretados como canales meandriformes, se observa una sucesión con abundantes restos de plantas fósiles y láminas de carbón que sugieren condiciones de sedimentación tranquilas y desarrollo de pantanos. Sin embargo, en dichos horizontes, Berry *et al.* (1992), describieron una lutita rica en materia orgánica con escasos escolecodontos, lo cual podría ser indicativo de un corto pulso de influencia marina. El miembro superior presenta en cambio, ciclos granocrecientes los cuales son interpretados como repetidos avances de un posible frente deltaico, en una cuenca afectada por rápidos y cortos cambios relativos del nivel del mar, sin descartar que estos cambios sean posibles eventos de carácter autocíclico. La presencia de calizas muy delgadas, y en escala centimétrica, dentro del miembro superior, es interpretada como posibles sucesiones lacustres. Harvey (1999), reportó la presencia de acritarcos, en algunas capas del miembro superior, sugiriendo que la influencia marina es más evidente en dicho miembro, que en el miembro inferior.

PALEONTOLOGÍA

Plantas

Edwards y Benedetto (1985) fueron los primeros en describir restos de plantas fósiles referidas como licófitas herbáceas en capas de la Formación Campo Chico. Posteriormente, Berry (1993), describió en forma preliminar al menos 19 especies de plantas, provenientes de 11 horizontes dentro de la misma Formación Campo Chico. Todo esto permitió visualizar ya en aquel momento, que el conjunto paleofloral existente en esta pequeña área geográfica de la Sierra de Perijá, representado principalmente por licófitas, progimnospermas y psilotales, pasaría a ser en los años subsiguientes, una referencia a nivel mundial para la flora del Devónico Medio–Superior.

Del material posteriormente analizado en detalle y publicado desde entonces, destacan en primer lugar las licófitas, las cuales tienen un importante componente en los ecosistemas terrestres primitivos devónicos, y el conjunto floral de Perijá, está frecuentemente dominado por la abundancia de este grupo. Entre ellos destacan ejemplares del género *Colpodexylon* Banks, 1944, como son *Colpodexylon coloradoense* Berry y Edwards, 1995 y *C. camptophyllum* Berry y Edwards, 1995, así como *Haskinsia sagittata* Berry y Edwards, 1996a y *H. hastata* Berry y Edwards, 1996a, los cuales forman densas acumulaciones en ciertos niveles estratigráficos de la Formación Campo Chico. También es de destacar el primer reporte para Sudamérica del licófito herbáceo *Leclercqia* sp. cf. *L. complexa* Berry, 1994, usualmente considerada diagnóstica de Gondwana occidental.

Otra referencia importante para América del Sur, constituyó la publicación de un ejemplar del orden Zosterophyllales: *Serrulacaulis* sp. cf. *S. furcatus* Berry y Edwards, 1994, cuyo material permitió la reinterpretación de su morfología. Se descubrió además un ejemplar del orden Iridopteridales, que fue denominado *Anapaulia moodyi* Berry y Edwards, 1996b. Esta especie también ha sido reportada por Prestianni *et al.* (2012) para el Devónico de Marruecos, lo cual enfatiza su afinidad gondwánica. Otra nueva especie también descrita a partir del material recolectado, fue el pequeño licópsido de la familia Archaeosigillariaceae, denominado *Gilboaphyton griersonii* Berry y Edwards, 1997.

Un descubrimiento importante fue una planta arbores-

cente perteneciente al orden Pseudosporochnales y denominada *Wattieza casasii* Berry, 2000. *Wattieza* (Fig. 6.1) es muy importante porque constituye la evidencia más antigua de árboles en el registro fósil de nuestro planeta hasta la fecha. Stein *et al.* (2007), reportaron espectaculares especímenes encontrados en el estado de Nueva York (EE.UU.),

Figura 6. Ejemplos de plantas fósiles de la Formación Campo Chico. **1,** Sistema de ramas fértiles de ***Wattieza casasii***. **NMW 93.97.41a**. **2,** ***Sawdonia hippotheca***, una planta vascular, mostrando sus espinas características **NMW 93.97G.50**. Escalas gráficas en 1= 1 cm; en 2= 0,5 cm.

mostrando la corona intacta de *Wattieza*. Esta evidencia permitió a los mencionados autores, la reconstrucción de un árbol de al menos ocho metros de altura, con un tronco principal y largas ramas a los lados.

En el año 2000, una nueva especie dentro del orden Iridopteridales, fue publicada como *Compsocradus laevigatus* Berry y Stein, 2000, siendo recolectada en capas de la parte media del miembro inferior de la Formación Campo Chico. Se descubrió también una nueva progimnosperma del orden Aneurofitales (la primera reportada en Gondwana): *Tetraxylopteris reposana* Hammond y Berry, 2005, y su abundante material permitió la más detallada descripción morfológica para ese género hasta la fecha. Para la sección de caño Colorado Sur, Young y Moody (2002), reportaron la presencia de lo que parecen ser dos especies del género *Archaeopteris* Dawson, 1871 (en este caso provenientes del miembro superior), quedando a futuro su descripción detallada.

En la última publicación efectuada, una nueva especie dentro del orden Sawdoniales, fue descrita como *Sawdonia hippotheca* Berry y Gensel, 2019, una planta vascular, mejor conocida por su gran número de espinas (Fig. 6.2). Dentro del material hallado en las capas de la Formación Campo Chico, todavía quedan muchas muestras con progimnospermas, así como otras plantas fósiles, por ser estudiadas y clasificadas en el futuro cercano.

Palinología

Análisis de los conjuntos de mioesporas efectuados por Harvey (1999, 2001) han provisto de dataciones precisas para los dos miembros de la Formación Campo Chico en el área de estudio. El ensamblaje de palinomorfos de la Formación Campo Chico, en la sección estudiada, permitió encontrar diferencias verticales, donde el miembro inferior se muestra dominado por palinomorfos terrestres pobremente preservados, mientras que el miembro superior contiene esporas terrestres bien preservadas, así como palinomorfos marinos (acritarcos y quitinozoos).

Las muestras analizadas por Harvey (2001), para el miembro inferior pertenecen al conjunto *lemurata-magnificus* —siguiendo el esquema de biozonas propuesto por Richardson y McGregor (1986)—, lo cual indica Givetiano medio–tardío. Adicionalmente, las muestras analizadas en las dos secciones correspondientes al miembro superior (tanto en caño Colorado Sur, como en la carretera al río Socuy) pertenecen a la asociación *ovalis-bulliferus*, indicando Frasniano temprano–medio (Richardson y McGregor, 1986). Esta datación está basada principalmente en la ocurrencia de abundantes *Verrucosisporites bulliferus* Richardson y McGregor, 1986, *Samarisporites triangulatus* Allen, 1965 y *Geminospora lemurata* Balme, 1962.

Peces

Tanto en capas del miembro superior como del miembro inferior de la Formación Campo Chico, se han identificado numerosos restos de peces, caracterizándose por ser el primer registro fósil para Venezuela (y en algunos casos para América del Sur), de grandes grupos de peces devónicos de amplia distribución mundial: placodermos antiárquidos, filolépidos y dipnoos. El total de la fauna hallada comprende al menos nueve o diez taxones, de los cuales cuatro son placodermos, dos o tres osteictios, un condrictio y dos acantódidos (Young y Moody, 2002).

Los estratos del miembro inferior, ubicados a lo largo de la carretera que conduce al río Socuy, han proporcionado diversas espinas (tanto *in situ* como en cantos rodados), de un tiburón de aguas dulces identificado como *Antarctilamna*? Young, 1982 (Clase Chondrichthyes, Subclase Elasmobranchii). El ejemplar hallado *in situ* (Fig. 7.1), proviene de un estrato que contiene gran cantidad de restos de plantas continentales con delicadas estructuras que sugieren escaso transporte durante la sedimentación (Casas *et al.*, 1992). El referido espécimen, se encuentra almacenado en MBLUZ, bajo el numero P-5.

También fueron halladas varias espinas de un pez perteneciente a la Clase Acanthodii e identificado como *Machaeracanthus* sp., así como espinas de otro acantódido indeterminado (Casas *et al.*, 1992; Young *et al.*, 2000). Young y Moody (2002), identificaron también restos de al menos dos sarcopterigios (Osteolepido gen. et sp. indet. y Dipnoo gen. et sp. indet.), siendo las placas dentarias y escamas de este último, los restos más antiguos de peces pulmonados reportados para América del Sur, hogar todavía de uno de los tres géneros sobrevivientes de peces pulmonados (*Lepidosiren* Fitzinger, 1837).

Cerca del contacto con la infrayacente Formación Caño

del Oeste, y muy seguramente provenientes del mismo miembro inferior de Campo Chico, han sido encontrados cantos rodados con restos de peces de la Clase Placodermi y Familia Phyllolepidae (Casas *et al*., 1992; Berry *et al*., 1997; Young *et al*., 2000). Los restos de este pez filolépido, hallados en la Formación Campo Chico, como el que se muestra en la Figura 7.2 (depositado en el MBLUZ, bajo el código P-130), revelan afinidades con géneros australianos (Young *et al*., 2000), y extienden la distribución geográfica de este grupo a la zona septentrional de Gondwana.

Por otro lado, en las capas de la Formación Campo Chico correspondientes al miembro superior y ubicadas a lo largo del caño Colorado del Sur, se han encontrado niveles fosilíferos con cientos de fragmentos de huesos y escamas, entre los que se han identificado placodermos antiárquidos. En estos niveles, restos del género *Bothriolepis* Eichwald, 1840, son los más comunes, y donde se reportó una nueva especie: *Bothriolepis perija* Young y Moody, 2002 (Fig. 7.3), almacenado en el MBLUZ bajo el número de catálogo P-182.

El resto de los ejemplares hallados, corresponden al Suborden Asterolepidoidei, que están representados por al menos dos especies: *Venezuelepis antarctica* Young y Moody, 2002 y *V. mingui* Young y Moody, 2002. Numerosos huesos y placas de esta última especie (Fig. 7.4), fueron hallados en capas de miembro superior de la Formación Campo Chico, y muestran afinidades filogenéticas con especies de la Antártida (Young y Moody, 2002), así como con una especie descrita en Australia por Young *et al.* (2010), enfatizando la afinidad gondwánica de este género. En estos mismos niveles estratigráficos, han sido encontradas también, algunas placas identificadas por Young y Moody (2002) como un Ptytodontido gen. et sp. indet.

Figura 7. Ejemplos de peces fósiles de la Formación Campo Chico. **1,** Fragmento de espina de tiburón elasmobranquio identificado como ***Antarctilamna*?**. **MBLUZ-P5**. **2,** Fragmento de una placa identificada como perteneciente a un Phyllolepidae gen. et sp. indet. **MBLUZ-P130**. **3,** Vista ventral de ***Bothriolepis perija***. **MBLUZ-P182**. **4,** Placa anterior media dorsal de ***Venezuelepis mingui*** Young y Moody, 2002. Vista dorsal y ventral (derecha). **MBLUZ-P247**. Escalas gráficas en 1, 2 y 4= 1 cm; en 3= 0,5 cm.

Edad de la formación

El conjunto paleofloral descrito por Berry *et al.* (1992), en el miembro inferior de la Formación Campo Chico, sugiere asignarlo al Givetiano tardío–Frasniano temprano. Esto coincide con la datación proporcionada por la asociación de restos de peces descrita por Young *et al.* (2000) y Young y Moody (2002). Análisis efectuados por Harvey (2001), han arrojado mayor precisión en la datación. Por ejemplo, el miembro inferior de la Formación Campo Chico expuesto en la carretera vieja al río Socuy, ha sido asignado, basado en la asociación de mioesporas, al Givetiano medio–tardío; y la columna expuesta en la sección de la carretera nueva, contiene elementos que la datan como Givetiano tardío–Frasniano temprano.

La asociación de mioesporas en el miembro superior de la Formación Campo Chico, expuesta en el nuevo corte de carretera al río Socuy, indica Frasniano medio, al igual que las muestras examinadas en el mismo miembro, pero ahora en la sección que aflora en caño Colorado Sur (Harvey, 2001).

Por todo lo anterior, la edad de los afloramientos de la Formación Campo Chico en el área de estudio, a partir del análisis de mioesporas, abarcaría desde el Givetiano medio hasta el Frasniano medio.

PALEOBIOGEOGRAFÍA

Relaciones Paleofitogeográficas

El conjunto floral devónico, hallado en la Sierra de Perijá (Venezuela), presentó según discuten Hammond y Berry (2005), afinidad al hallado y descrito en el estado de Nueva York (EE.UU.), tanto en rangos taxonómicos altos como a nivel genérico. Según los mismos autores, esta comparación es particularmente similar en la flora de licófitos herbáceos.

En términos de diversidad, la distribución de la flora de la Formación Campo Chico a través del intervalo Givetiano–Frasniano y la similitud de su composición, con la existente en áreas del paleocontinente de Euroamérica (área de Catskills, en el estado de Nueva York), soportan el concepto de una vegetación predominantemente uniforme a nivel mundial, dentro de un mismo cinturón climático (Hammond y Berry, 2005).

Relaciones Paleobiogeográficas

La fauna de peces fósiles descubierta en la Sierra de Perijá, representa el primer registro para Sudamérica de algunos de los grandes grupos de peces devónicos, y ocurre en un área donde previamente los invertebrados de la infrayacente Formación Caño del Oeste (Benedetto, 1984) y luego las plantas fósiles devónicas de Campo Chico (Berry *et al.*, 1997; Hammond y Berry, 2005), muestran una clara afinidad con la región este de Norteamérica. También del lado colombiano, Pastor-Chacón *et al.* (2013), concluyeron que la Formación La Floresta (equivalente a la parte inferior-media del Grupo Río Cachirí en el lado venezolano), presenta una fauna de braquiópodos que permite inferir un corredor, conectando Ecuador, Colombia y el noroeste de Venezuela, con México y el este de los Estados Unidos.

Young *et al.* (2000), describieron tres grandes grupos de peces: filolépidos, placodermos antiárquidos, y los dipnoos o dipneustos, para la Formación Campo Chico (Givetiano medio–Frasniano medio). Muchos de estos grupos de peces, están ampliamente distribuidos en diversos continentes y sin embargo destaca la presencia de elementos endémicos (Young *et al.*, 2000), representados por un tiburón: *Antarctilamna*? Young, 1982, por dos especies del Suborden *Asterolepidoidei* Miles, 1968, como lo son *Venezuelepis antarctica* Young y Moody, 2002 y *V. mingui* Young y Moody, 2002, además de un filolépido indeterminado, indicando todos ellos, una clara afinidad gondwánica (Young, 1982, 1993; Young *et al.*, 2010).

Young (2003) señala que los filolépidos son un grupo clave para entender la compleja interacción de las faunas vertebradas no-marinas entre Gondwana y Euroamérica, presentando una bioestratigrafía y biogeografía muy clara, ya que el grupo está muy bien documentado para el Givetiano–Frasniano únicamente en Gondwana y ya para el Fameniano aparece reportado en Euroamérica. La presencia del género *Venezuelepis* Young y Moody, 2002, en rocas de la Formación Campo Chico, así como también en Australia y la Antártida, enfatiza la posible afinidad gondwánica (Young *et al.*, 2010). También los descubrimientos de peces devónicos, efectuados por Janvier y Villarroel (1998, 2000) en Colombia, apuntan a que las faunas descritas por dichos autores, reflejan similitud entre el margen noroeste del Gondwana y el margen sureste de Euroamérica, pero resaltando algunos elementos de afinidad gondwánica.

Relaciones Paleogeográficas

Gran cantidad de interpretaciones durante el Devónico, muestran a los bloques continentales en dos grandes masas terrestres. En primer lugar, Gondwana, compuesto por Sudamérica, África, Arabia, India, Australia y Antártida. Un segundo supercontinente al norte, compuesto por Norteamérica, Groenlandia, Europa y parte de Asia, denominado en su conjunto Euroamérica.

Los modelos continentales existentes para el Devónico varían ampliamente dependiendo del criterio paleomagnético utilizado por cada autor. Por ejemplo, las interpretaciones paleogeográficas de Kent y Van der Voo (1990) y Tait *et al.* (2000), muestran a Gondwana y Euroamérica separadas por un amplio océano para el Devónico Medio, mientras Li y Powell (2001) muestran una interpretación de ambos continentes, también muy separados, para el Devónico Superior. Por el contrario, la interpretación de Scotese y McKerrow (1990) y Boucot *et al.* (2013), muestra a ambos continentes muy cercanos. Young *et al.* (2000) y Young y Moody (2002), colocan a estas localidades continentales en cercana proximidad, basados en el patrón de distribución en tiempo y espacio de las faunas de peces y paleoflora descritas para la Formación Campo Chico en Venezuela, así como también las descritas por Janvier y Villarroel (2000), para la Formación Cuche en Colombia. La ocurrencia de *Machaeracanthus* Newberry, 1857, en Norteamérica podría ser otra pieza de evidencia según Young y Moody (2002), de un posible contacto o cierre del océano entre el noroeste de Gondwana y el este de Euroamérica hacia finales del Frasniano.

Young y Moody (2002) sintetizaron que la Formación Campo Chico en la Sierra de Perijá, con su contenido de fauna fósil de peces, es paleogeográficamente una extensión del margen norte de Gondwana. Young *et al.* (2000) establecieron cierto endemismo para el Givetiano–Frasniano en cuanto a la fauna de peces hallada, lo que pareciera indicar la existencia de una persistente barrera marina entre Gondwana y Euroamérica para este tiempo. Esta barrera pudo de igual manera no haber sido muy amplia, ya que las faunas de braquiópodos reportadas en los estratos devónicos de Venezuela (Formación Caño del Oeste) y el área este de los Estados Unidos son muy similares, incluso a nivel de especie, tanto que hasta una estrecha relación entre estas regiones fue sugerida por Benedetto (1984) y por Boucot (1985), para el Devónico Temprano y Medio.

La fauna de peces hallada en la Formación Campo Chico (Givetiano–Frasniano), ubicada en Venezuela y en la Formación Cuche (Frasniano) ubicada en Colombia, es muy similar en cuanto a que es dominada por placodermos y osteíctios, dentro de un amplio cinturón intertropical devónico, para el margen norte de Gondwana y el margen sureste de Euroamérica, sugiriendo además intercambios faunales menores entre ambos continentes para finales del tiempo Frasniano (Janvier, 2007), pero manteniendo el dominio de la afinidad Gondwánica (Young *et al.*, 2000; Olive *et al.*, 2019).

Igualmente, los conjuntos de plantas descritos en detalle para Perijá y el estado de Nueva York por Hammond y Berry (2005), también muestran una clara afinidad, como ya se mencionó, tal vez debido a que la capacidad de colonizar grandes áreas no fue detenida por la posible existencia de una cada vez más estrecha barrera marina, que en cambio pudo haber impedido la migración de peces de agua dulce entre las dos masas continentales (Berry *et al.*, 1997; Young *et al.*, 2000; Young y Moody, 2002). Este escenario pudiera sugerir que las floras de ambas regiones fueron acumuladas en sistemas sedimentarios de latitud, condiciones ambientales y climáticas, similares.

Cartografiando las ocurrencias fosilíferas de Sierra de Perijá y Nueva York (Castkills), en las reconstrucciones paleocontinentales de finales del Devónico, empleadas por Boucot *et al.* (2013), Scotese (2003) y Hammond y Berry (2005), se postula que las dos localidades estarían ubicadas en un cinturón de temperaturas cálidas (Fig. 8) y con posibles puentes terrestres entre el noroeste de Gondwana y el sureste de Euroamérica. Estos puentes pueden haber sido intermitentes a partir del Frasniano, conectando seguramente a ambos continentes (Hammond y Berry, 2005; Blakey, 2008, 2020).

La alta complejidad tectónica del Paleozoico–Mesozoico en la Sierra de Perijá, ha llevado a algunos autores a sugerir que la estratigrafía en dicha región estaría compuesta por bloques alóctonos emplazados durante el Jurásico (Maze, 1984). Mas recientemente, Restrepo y Toussaint (2020) postulan la acreción hacia finales del Paleozoico, del bloque denominado Chibcha, sobre el cratón Amazónico perteneciente a Gondwana (la Formación Campo Chico se

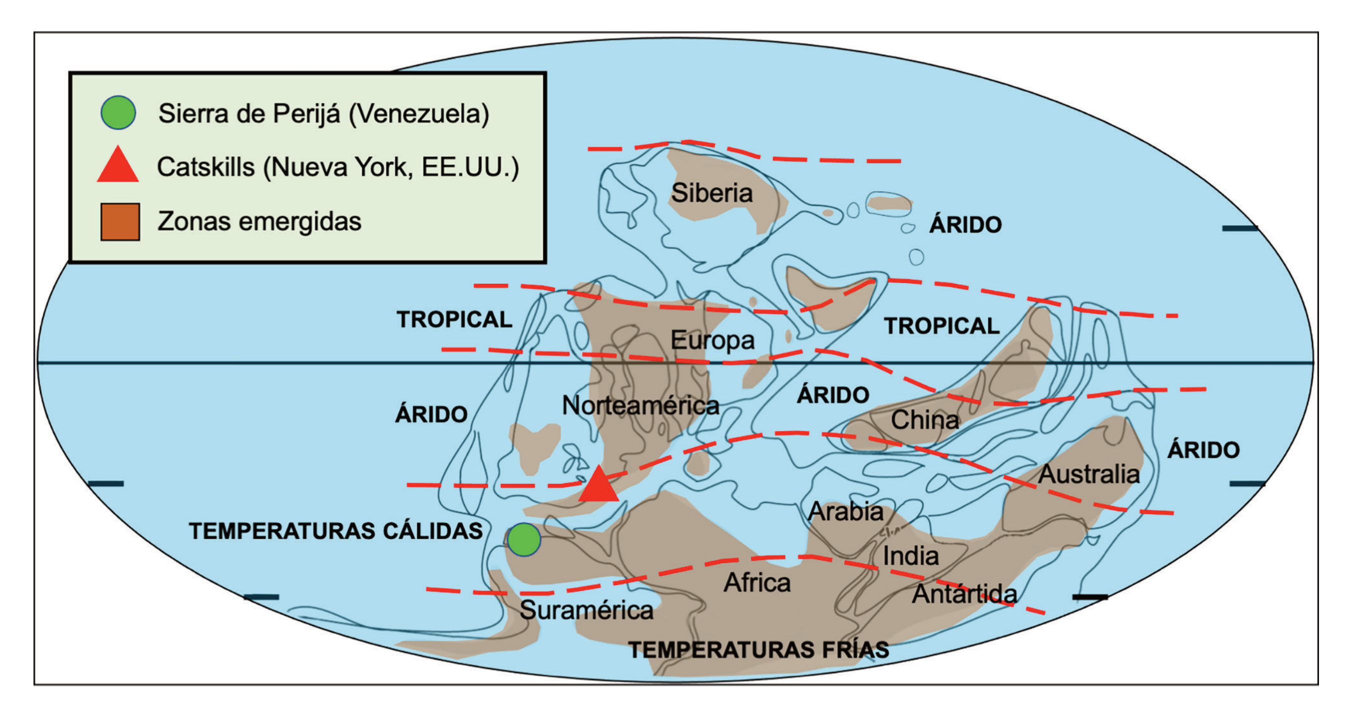


Figura 8. Reconstrucción paleogeográfica y paleoclimática generalizada para el Frasniano, mostrando la ubicación geográfica de la Sierra de Perijá, y el área de Catskills (Nueva York). Modificado de Scotese (2003) y Hammond y Berry (2005).

encuentra ubicada en la parte norte del denominado bloque Chibcha). Sin embargo, las afinidades biogeográficas de la mayor parte de la fauna de peces descritas en la Formación Campo Chico, excluyen un origen que no sea como parte de Gondwana, al menos durante el Givetiano medio–Frasniano medio. Análisis geoquímicos e isotópicos efectuados por Van der Lejij *et al.* (2016), parecieran confirmar que al menos las rocas ígneas y metamórficas que conforman el Paleozoico–Mesozoico del macizo Santander, Santa Marta, la Sierra de Perijá y los Andes de Mérida, son autóctonas de Gondwana.

CONCLUSIONES

Como conclusión, y según se desprende del análisis de los antecedentes, la Formación Campo Chico representa un ciclo fluvio/deltaico de sedimentos, con rápidas y cortas incursiones marinas, sobre todo hacia la parte superior de la formación. Del mismo modo, y a partir del análisis de mioesporas, la edad de la Formación Campo Chico fue definida dentro del rango Givetiano medio–Frasniano medio.

El conjunto floral fósil devónico hallado en la Sierra de Perijá es el más diverso, reportado hasta los momentos en los continentes que conformaron Gondwana. La importancia de estos descubrimientos se basa en la excelente preservación y diversidad que permite incrementar notablemente el conocimiento de las características morfológicas y la distribución de estas plantas, por lo que esta región se ha convertido en una de las localidades clásicas mundiales para el Devónico Medio–Superior.

La evidencia paleobotánica sugiere que para el tiempo de sedimentación de la Formación Campo Chico, existía una relativamente libre migración de plantas desde y hacia la región ocupada por el actual estado de Nueva York (EE.UU.). Este hecho sugiere proximidad geográfica y/o climática entre ambas áreas, durante el Givetiano–Frasniano, es por ello que, bajo este escenario, las paleofloras de Perijá y Nueva York, posiblemente fueron depositadas en sistemas sedimentarios de latitudes similares, donde estos conjuntos florales pudieran representar dos ventanas en un continuo cinturón de vegetación, distribuido a lo largo de una extensa línea de costa durante ese tiempo geológico.

La fauna de vertebrados fósiles encontrada y descrita a lo largo de los últimos 30 años en la Formación Campo Chico es dominada por placodermos, pero también incluye osteictios, condrictios y acantódidos, donde la asociación es interpretada como Givetiano–Frasniano.

El componente endémico de una buena parte de la fauna de peces, es de clara afinidad gondwánica, pero la existencia de elementos florales en común con Norteamérica, parece evidenciar una posible cercanía o cierre del océano entre el noroeste de Gondwana y el este de Euroamérica, para el Frasniano. La afinidad gondwánica podría interpretarse como indicio de la existencia de una estrecha pero persistente barrera marina que impidió la migración de los peces de agua dulce hacia Euroamérica, al menos durante el tiempo de sedimentación de la Formación Campo Chico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Museo de Biología de la Universidad del Zulia por su apoyo para el almacenamiento de las muestras durante las etapas de campo. Asimismo, los autores desean hacer un particular reconocimiento al Comité Editorial de PE-APA, en especial a Ariana Paulina-Carabajal. Las observaciones, comentarios y sugerencias de la Dra. Bárbara Cariglino y los dos revisores anónimos, contribuyeron a enriquecer sustancialmente el presente manuscrito.

REFERENCIAS

Benedetto, J. L. (1980). Síntesis bioestratigráfica del Paleozoico tardío en la Sierra de Perijá, Venezuela. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, *52*, 827–839.

Benedetto, J. L. (1984). *Les Brachiopodes Devoniens de la Sierra de Perijá (Venezuela): systematiques et implications paleographiques*. *Biostratigraphie du Paleozoique*. Universite de Bretagne Occidentale. http://pi.lib.uchicago.edu/1001/cat/bib/890187

Berry, C. M. (1993). *Devonian plant assemblage from Venezuela*. [Tesis Doctoral, University of Wales, United Kingdom].

Berry, C. M., Casas, J. E. y Moody, J. M. (1992). Diverse Devonian Plant assemblages from Venezuela. *Documents des Laboratoire de Géologie de Lyon*, *125*, 29–42. https://www.persee.fr/doc/geoly_0750-6635_1993_act_125_1_1546

Berry, C. M., Casas, J. E., Moody, J. M. y Young, G. (1997). Síntesis estratigráfica y paleontológica de la Formación Campo Chico (Devónico Medio–Superior), Sierra de Perijá. *Memorias del 8° Congreso Geológico Venezolano, Sociedad Venezolana de Geólogos Vol. 1* (pp. 125–132). Porlamar, Venezuela.

Berry, C. M. y Edwards, D. (1997). A new species of the lycopsid *Gilboaphyton* Arnold from the Devonian of Venezuela and New York State, with a revision of the closely related genus *Archaeosigillaria* Kidston. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *96*(1), 47–70. https://doi:10.1016/S0034-6667(96)00015-2

Berry, C. M. y Gensel, P. (2019). Late Mid Devonian *Sawdonia* (Zosterophyllopsida) from Venezuela. *International Journal of Plant Sciences*, *180*(6), 540–557. https://doi.org/10.1086/702940

Blakey, R. C. (2008). Gondwana paleogeography from assembly to breakup - A 500 m.y. Odyssey. En C. R. Fielding, T. D. Frank y J. L. Isbell (Eds.), *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space* (pp. 1–28). Geological Society of America Special Paper 441. https://doi.org/10.1130/2008.2441(01)

Blakey, R. C. (2020). Deep Time Maps. Recuperado el 15 de octubre de 2021, https://deeptimemaps.com/north-america/

Boucot, A. J. (1985). Late Silurian–Early Devonian biogeography, provincialism, evolution and extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, *309*(1138), 323–339. https://doi.org/10.1098/rstb.1985.0089

Boucot, A. J., Xu, C. y Scotese, C. (2013). Phanerozoic Paleoclimate: An Atlas of Lithologic Indicators of Climate. *SEPM Concepts in Sedimentology and Paleontology*, *11*, 478 p.

Casas, J. E., Berry, C. M. y Moody, J. (1990). Estudio Paleontológico de la Formación Campo Chico (Devónico medio–superior). Maraven (Filial de Petróleos de Venezuela), Reporte Interno. Informe Técnico #10905. 20 p.

Casas, J. E., Moody, J. M. y Young, G. C. (1992). Vertebrados fósiles de la Formación Campo Chico (Devónico medio–superior). Maraven (Filial de Petróleos de Venezuela), Reporte Interno EPC-12.972, Caracas, 20 p.

Edwards, D. y Benedetto, J. L. (1985). Two new species of herbaceous lycopods from the Devonian of Venezuela with comments on their taphonomy. *Palaeontology*, *28*(3), 599–618.

González de Juana, C., Iturralde, J. M. y Piccard, X. (1980). Geología de Venezuela y de sus Cuencas Petrolíferas (pp. 124–126). Ediciones Foninves, Caracas.

Hammond, S. y Berry, C. M. (2005). A new species of *Tetraxylopteris* (Aneurophytales) from the Devonian of Venezuela. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *148*(3), 275–303. https://doi:10.1111/J.1095-8339.2005.00418.X

Harvey, C. (1999). Middle and Upper Devonian palynology of the Sierra de Perijá, western Venezuela. *Palaeontological Association Newsletter* (abstracts), *42*, 17–18.

Harvey, C. (2001). *Palynology and Coal Analysis of the Devonian Campo Chico Formation, Western Venezuela*. [Tesis Doctoral, University of Sheffield].

Janvier, P. (2007). The Devonian vertebrates of South America: Malvinokaffric fishes and Gondwana-Euramerica faunal interchange. En E. Díaz-Martínez y I. Rábano (Eds.), *4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America.* Cuadernos del Museo Geominero, N° 8. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.

Janvier, P. y Villarroel, C. (1998). Los peces Devónicos del Macizo de Floresta (Boyacá, Colombia). Consideraciones taxonómicas, bioestratigráficas, biogeográficas y ambientales. *Geología Colombiana*, *23*, 3–18. https://revistas.unal.edu.co/index.php/geocol/article/view/31461

Janvier, P. y Villarroel, C. (2000). Devonian vertebrates from Colombia. *Palaeontology*, *43*, 729–763. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00147

Kellogg, J. (1984). Cenozoic tectonic history of the Sierra de Perijá, Venezuela-Colombia, and adjacent basins. *Geological Society of America*, *162*, 239–261.

Kent, V. y Van Der Voo, R. (1990). Palaeozoic Palaeogeography from paleomagnetism of the Atlantic-bordering continents. En W. McKerrow y C. Scotese (Eds.), *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography* (pp. 49–56). Geological Society Memoir 12, London.

Li, Z. X. y Powell, C. M. (2001). An outline of the palaeogeographical evolution of the Australasian region since the beginning of the Neoproterozoic. *Earth Science Reviews*, *53*, 237–277.

Liddle, R. A., Harris, G. D. y Wells, J. W. (1943). The Río Cachirí section in the Sierra de Perijá, Venezuela. *Bulletin of American Paleontology*, *27*(108), 273–368.

Maze, W. (1984). Jurassic La Quinta Formation in the Sierra de Perijá, northwestern Venezuela: Geology and tectonic environ-

ment of red beds and volcanic rocks. *Geological Society of America*, *162*, 263–282.

Olive, S., Pradel, A., Martínez-Pérez, C., Janvier, P., Lamsdell, J. C., Gueriau, P., Rabet, N., Duranleau-Gagnon, P., Cárdenas-Rozo, A. L., Zapata, P. A. y Botella, H. (2019). New insights into Late Devonian vertebrates and associated fauna from the Cuche Formation (Floresta massif, Colombia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *39*(23), 1–19.

Pastor-Chacón, A., Reyes-Abril, J., Cáceres-Guevara, C., Sarmiento, G. y Cramer, T. (2013). Análisis estratigráfico de la sucesión del Devónico-Pérmico al oriente de Manaure y San José de Oriente (Serranía del Perijá, Colombia). *Geología Colombiana*, *38*, 5–24.

Prestianni, C., Meyer-Berthaud, B., Blanchard, R., Rücklin, M., Clément, G. y Gerrienne, P. (2012). The Middle Devonian plant assemblage from Dechra Aït Abdallah (Central Morocco) revisited. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *179*, 44–55. https://doi:10.1016/j.revpalbo.2012.03.011

Restrepo, J. J. y Toussaint, J. F. (2020). Tectonostratigraphic Terranes in Colombia: An Update. First Part: Continental Terranes. En J. Gómez y D. Mateus-Zabala (Eds.), *The Geology of Colombia*, *Volume 1 Proterozoic – Paleozoic* (pp. 37–63). Servicio Geológico Colombiano, Publicaciones Geológicas Especiales 35. https://doi.org/10.32685/pub.esp.35.2019.03

Richardson, J. B. y McGregor, D. C. (1986). Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone Continent and adjacent regions. *Bulletin of Geological Survey of Canada*, *364*, 1–79.

Scotese, C. (2003) *Paleomap Project*. Recuperado el 15 de octubre de 2021, http://www.scotese.com/ldevclim.htm

Scotese, C. y McKerrow, W. (1990). Revised world maps and introduction. En W. McKerrow y C. Scotese (Eds.), *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography* (pp. 1–21). *Geological Society Memoir, 12*, London.

Stein, W. Mannolini, F., VanAller, L., Landing, E. y Berry, C. (2007). Giant cladoxylopsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature*, *446*, 904–907.

Sutton, F. A. (1946). Geology of Maracaibo Basin, Venezuela. *American Association of Petroleum Geol*ogy, *30*(10), 1621–1741.

Tait, J., Schatz, M., Bachtadse, V. y Soffel, H. (2000). Palaeomagnetism and Palaeozoic paleogeography of Gondwana and European terranes. En W. Franke, V. Haak, O. Oncken y D. Tanner (Eds.), *Orogenic Processes: Quantification and Modelling in the Variscan Belt* (pp. 21–34). Geological Society of London, Special Publication 179, London.

Van der Lelij, R., Spikings, R., Ulianov, A., Chiaradia, M. y Mora, A. (2016). Palaeozoic to Early Jurassic history of the northwestern corner of Gondwana, and implications for the evolution of the Iapetus, Rheic and Pacific Oceans. *Gondwana Research*, *31*, 271–294.

Weisbord, N. (1926). Venezuelan Devonian fossils. *Bulletin of American Paleontology*, *11*(46), 223–268.

Young, G. C. (1982). Devonian sharks from South-eastern Australia and Antarctica. *Palaeontology*, *25*(4), 817–843.

Young, G. C. (1993). Vertebrate Faunal Provinces in the Middle Palaeozoic. En J. Long (Ed.), *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography* (pp. 293–323). Belhaven Press, London.

Young, G. C. (2003). North Gondwana mid-Palaeozoic connections with Euramerica and Asia: Devonian vertebrate evidence. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, *242*, 169–185.

Young, G. C., Burrow, C., Long, J. A., Turner, S. y Choo, B. (2010). Devonian macrovertebrate assemblages and biogeography of East Gondwana (Australasia, Antarctica). *Palaeoworld*, *19*, 55–74. https://doi:10.1016/j.palwor.2009.11.005

Young, G. C. y Moody, J. M. (2002). A Middle-Late Devonian fish fauna from the Sierra de Perijá, western Venezuela, South America. *Mitteilung Museum Naturkunde Berlin Geowiss Reihe*, *5*, 155–206. https://doi.org/10.1002/mmng.20020050111

Young, G. C., Moody, J. M. y Casas, J. E. (2000). New discoveries of Devonian vertebrates from South America, and implications for Gondwana-Euramerica contact. *Comptes Rendus de 1'Academie des Sciences*, *Pans*, *331*, 755–761.

doi: 10.5710/PEAPA.08.03.2022.401

Recibido: 17 de noviembre 2021
Aceptado: 8 de marzo 2022
Publicado: 23 de marzo 2022

